植食性昆虫的学习行为

李月红，刘树生*
（浙江大学应用昆虫研究所，杭州　310029）

摘要：学习是指因经历不同而导致的行为变化。在植食性昆虫中，学习主要包含习惯性反应、厌恶性学习、联系性学习、敏感性反应和嗜好性诱导等类型。昆虫在幼虫和成虫期都具有学习能力，但幼虫期食料和取食经历不会对成虫行为产生直接影响。昆虫学习行为的表现受其本身食性、寄主刺激物的类别及寄主植物时空分布动态等因子的影响。学习能力有助于植食性昆虫应对复杂多变的植物环境，提高对寄主植物的利用效率，有利于其生存繁衍。对害虫学习行为的了解可为栖境调控、行为调控等害虫治理方法提供重要信息。

关键词：植食性昆虫；寄主植物；食性；学习行为；害虫管理
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2004)01-0106-11

Learning in phytophagous insects

LI Yue-Hong, LIU Shu-Sheng* (Institute of Applied Entomology, Zhejiang University, Hangzhou　310029, China)

Abstract: Learning is defined as a change in behavior with experience. Several kinds of learning, including habituation, aversion learning, associative learning, sensitization and induction of preference, have been identified in phytophagous insects. Phytophagous insects have the ability of learning in both larval and adult stages. However, larval diet and experience of feeding do not have direct influence on adult behavior. Learning in phytophagous insects is related to dietary range, types of host stimuli and the special-temporal distribution dynamics of host plants. The ability of learning may enable phytophagous insects to cope with a complex and dynamic plant environment more effectively, enhance their efficiency of host utilization and thereby increase their fitness. Understanding learning in pest insects can provide important information for the tactics of pest management such as habitat manipulation and behavioral control.

Key words: Phytophagous insects; host plants; dietary range; learning; pest management

植食性昆虫在其生活史中需要取食植物器官和组织，或吸食植物汁液，其种类繁多，约占全部昆虫的三分之一。在与植物长期的协同进化中，各类植食性昆虫都有其特定的寄主范围，能有效地辨别和利用寄主，同时也能避免非寄主植物可能导致的中毒或营养不良，从而获取必需的营养用于生长和繁殖。植食性昆虫依其食性范围可分为单食性、寡食性和多食性。在已知的约31万种植食性昆虫中，约75%为单食性或寡食性（Bernays and Chapman, 1994; Schoonhoven *et al*., 1998）。毫无疑问，无论是哪类食性的昆虫，对寄主植物都有其由遗传性状所决定的内禀接受范围和嗜好性。Jermy（1987）认为，一种昆虫的寄主植物可分为三类：（1）自然寄主，即在自然条件下取食的寄主；（2）可接受的非自然寄主，即在自然条件下通常不取食，但在强迫或诱导条件下可取食并能在其上正常发育的植物；（3）不可接受的植物，即在任何条件下都拒绝接受的植物。

大量研究表明，一种昆虫对其自然寄主和可接受的非自然寄主范围内各种植物的相对嗜好程度，尽管主要是由遗传本质所控制，但具体表达却可依环境条件及昆虫个体的经历不同而有所改变（Bernays and Chapman, 1994; Schoonhoven *et al*., 1998）。因经历不同而导致的行为变化称之为“学习（learning）”，其基本特征是：昆虫通过嗅觉、味觉、触觉或视觉感受器，接受植物的相关详细信息，这些信息以一定的方式储存在其神经系统，并被它们作为参考信息应用于随后遇到植物时该做出何种反应的决策过程中（Jemy, 1987; Papaj and Prokopy, 1989）。

基金项目：国家自然科学基金重点资助项目（39930120）
作者简介：李月红，女，1977年11月生，浙江永康人，在读硕士，从事昆虫生态学和害虫综合治理研究，E-mail: yhlixd@sina.com
* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: shshliu@zju.edu.cn
收稿日期 Received: 2003-06-02；接受日期 Accepted: 2003-10-24

因学习而导致的行为变化在植食性昆虫中是一种普遍现象，其对寄主搜索、接受、取食等行为的影响有时是很显著的，进而对昆虫的生存繁衍产生重要影响。因此，对学习行为的探索，不仅是全面了解植食性昆虫寄主搜索和选择行为不可或缺的重要一环，而且可为研究和设计控制植食性害虫的策略和方法提供重要信息。

植食性昆虫的学习行为从二十世纪初以来就一直受到农业昆虫学者和昆虫行为学者的重视，并进行了大量研究（Hopkins，1917；Larson，1927；Jermy，1987；钦俊德，1987；Papaj and Prokopy，1989）。近二十年来，随着昆虫化学生态学的崛起，植物与植食性昆虫相互作用及其机理的探索发展迅速，进一步促进了植食性昆虫的行为学研究，使其学习行为的研究也得以拓展（杜永均和严福顺，1994；阎凤鸣，2003）。有关植食性昆虫的学习行为，从早期以观察和描述为主，逐步发展到结合化学分析、生态分析来深入探讨影响学习行为的各种内在因子、环境因子以及其生态和适应性意义，并已开始重视学习行为对发展害虫综合治理体系的影响（Papaj and Prokopy，1989；Papaj and Lewis，1993；Cunningham *et al*.，2001）。在我国，虽然早已有学者认识到植食性昆虫学习行为的作用和重要性（钦俊德，1987；杜永均和严福顺，1994），但有关的实验研究尚很少。本文在Papaj和Prokopy（1989）一文的基础上，归纳评述了近年来的有关进展，旨在促进我国这方面的研究。

1　植食性昆虫的学习类型

植食性昆虫的学习包含了复杂的生物学过程，可将其归纳为习惯性反应、厌恶性学习、联系性学习、敏感性反应和嗜好性诱导等五种类型（Papaj and Prokopy，1989）。

1.1　习惯性反应

习惯性反应（habituation）是指重复接触某一刺激而降低对该刺激的反应，并伴随一些特定反应的消失，而不是新反应的获得（Bernays and Weiss，1996）。这是最简单的学习过程，其中最为常见的是幼虫、若虫或成虫对抑食素及成虫对驱避素的习惯性反应。一些植食性昆虫当预先经历了含有抑食素的食物后，可增加对这类食物的嗜好性和取食量，如沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 若虫（Szentesi and Bernays，1984）、粘虫 *Pseudaletia unipuncta* 幼虫（Usher *et al*.，1988）、烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫（de Boer，1992）、菜粉蝶 *Pieris rapae* 幼虫（Huang and Renwick，1995）等。

已有研究表明，植食性昆虫对不同的抑食素可表现出交互习惯性反应。Glendinning 和 Gonzalez（1995）测试了山梗烷醇酮（lobeline）、烟碱（nicotine）和东莨菪碱（hycoscyamine）对沙漠蝗若虫的抑食作用，发现该虫对这3种生物碱都可表现习惯性反应，且经历了较低浓度的抑食生物碱后可对高浓度的生物碱表现习惯性反应；另外，若虫经历了山梗烷醇酮或东莨菪碱后，可对另2种生物碱表现出交互习惯性反应。对抑食素的交互习惯性反应在菜粉蝶幼虫中也已观察到（Huang and Renwick，1995）。对烟草天蛾幼虫的观察还表明，在可接受的非自然寄主上，其所能表现的习惯性反应比在自然寄主上更强（de Boer，1992）。

习惯性反应的强弱依昆虫种类而异，可能还与食性谱有关。Jermy 等（1982）测试了甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 和大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 幼虫对盐酸奎宁（quinine HCl）和硫酸士的宁（strychnine SO_4）的反应，发现甘蓝夜蛾对这两种抑食素都能表现习惯性反应，而食性相对较窄的大菜粉蝶仅对盐酸奎宁表现习惯性反应。

Held 等（2001）测试了印楝素对日本弧丽金龟 *Popillia japonica* 的抑食作用，首次报道昆虫成虫可对抑食素表现习惯性反应。同年，Field 等（2001）报道，锈赤扁谷盗 *Cryptolestes ferugineus* 成虫也可对抑食素产生习惯性反应。有关成虫对产卵驱避素能否表现习惯性反应的研究也不多。Jaenike（1982）发现，所研究的4种果蝇 *Drosophila* spp. 成虫都可对有驱避作用的薄荷油表现习惯性反应，其中黑尾果蝇 *D*. *melanogaster* 成虫对酒精也可产生习惯性反应。研究还发现，桃木虱 *Cacopsylla pyricola*（Horton and Krysan，1991）、小麦瘿蚊 *Mayetiola destructor*（Harris and Rose，1989）等昆虫的成虫随着与不嗜好的寄主植物接触时间延长，在这类植物上产卵的相对嗜好性增加。Singer（1982）结合对格纹堇蛱蝶 *Euphydryas editha* 产卵选择行为的详细观察及文献中有关报道总结提出，许多昆虫产卵选择过程可分为三个反复循环的阶段：（1）不产卵阶段：在任何植物上都不产卵，常出现在刚交配或刚产完一批卵后；（2）辨别和选择产卵阶段：只选择在较嗜好的寄主上产卵；（3）选择性阈值下降阶段：若在“辨别和选择产卵阶段”未能找到嗜好寄主，未产卵或少产卵，则进入这一阶段，可将卵产在非嗜好寄主上；然

后再回到(1)，如此反复循环。选择阈值的下降可能是习惯性反应，也可能是因产卵的生理需求加剧，或两者共同作用导致的。虽然至今有关成虫对驱避素表现习惯性反应的报道还不多，但所研究过的几种昆虫成虫都表现出这种学习行为，另参照昆虫成虫对性信息素都可表现习惯性反应的事实(Mankin *et al*., 1999; Daly and Figueredo, 2000; 韩桂彪等, 2001; 范伟民等, 2003)，可以推论 Singer(1982)所归纳的上述现象是广泛存在的。

1.2 厌恶性学习

厌恶性学习(aversion learning)是指摄入食物后引起的不适而导致随后停止对该食物继续摄取的现象。其特征是存在一个时滞，即从取食到出现厌恶反应一般需经数小时(Bernays, 1993)。Dethier (1980, 1988)最早研究植食性昆虫的厌恶性学习，发现黄毛污灯蛾 *Diacrisia virginica* 和枝灯蛾 *Estigmene congrua* 幼虫取食矮牵牛后引起呕吐，恢复过来的幼虫，再将矮牵牛和其它植物供其选择时，矮牵牛则遭拒绝；这种厌恶性学习在野外条件下也能得以表现，并促使矮牵牛上的幼虫离开去寻找合适寄主。而寡食性昆虫烟草天蛾幼虫在同样的试验条件下却没表现出厌恶性学习(Dethier and Yost, 1979)。

厌恶性学习在美洲沙漠蝗 *Schistocerca americana* (Bernays and Lee, 1988; Lee and Bernays, 1988; Champagne and Bernays, 1991)、夜蛾 *Spodoptera latifascia* 和草地夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Raffa, 1987; Portillo *et al*., 1996)等中也得到了证实。美洲沙漠蝗若虫连续取食菠菜后，食量逐渐下降；当其若虫取食其原本不大嗜好的菠菜或其原本较嗜好的青花菜后，立即给其注射一种有毒生物碱 Nicotine hydrogen tartrate(NHT)，使其产生不适，然后让其继续取食；在 NHT 中毒恢复后，先前取食菠菜的就会拒食菠菜，但那些取食青花菜的却未拒食青花菜(Bernays and Lee, 1988)。这一结果表明厌恶性学习一定程度上取决于昆虫最初对一种寄主植物的接受程度，这与对脊椎动物包括人本身的发现是一致的(Bernays, 1993)。

1.3 联系性学习

联系性学习(associative learning)是指通过经历在两种刺激间或一种刺激和一种反应之间建立的一种联系。这种学习行为在寄生蜂对寄主的搜索过程中尤为常见(刘树生等, 2003)。已证实植食性昆虫中也存在联系性学习，如菜粉蝶(Traynier, 1984)、黑血蝗 *Melanoplus sanguinipes* (Bernays and Wrubel, 1985)、苹绕实蝇 *Rhagoletis pomonella* (Prokopy *et al*., 1998)、双纹黑蝗 *Melanoplus bivittatus* (Holliday and Holliday, 1995)、美洲沙漠蝗(Dukas and Bernays, 2000)和东亚飞蝗 *Locusta migratoria* (Raubenheimer and Blackshaw, 1994)等昆虫，能把视觉信号(颜色或光的强度)与可利用的食物联系起来学习。双纹黑蝗能把方位信号与可利用的食物联系起来学习(Holliday and Holliday, 1995)；东亚飞蝗将化学感应刺激与人工饲料中的蛋白含量联系起来学习(Simpson and White, 1990; 王桂荣等, 2002)；美洲沙漠蝗将取食的食物与被注射入体内的化合物所引起的不适联系起来学习(Lee and Bernays, 1990)；等等。但对东亚飞蝗的研究表明，联系性学习与非联系过程如敏感性反应有时是难以区分的(Blaney and Simmonds, 1985; Blaney *et al*., 1985)。

1.4 敏感性反应

敏感性反应(sensitization)是指随着对某一刺激的持续接触而导致对该刺激的敏感性增加。所涉及的刺激可以是有抑食或驱避效应，也可以是有吸引效应的。例如，东亚飞蝗对不取食的植物叶片的拒食行为随着接触次数的增多而趋于简单，拒绝的速度也越快(Blaney and Simmonds, 1985; Blaney *et al*., 1985)。取食十字花科(Cruciferae)植物的昆虫能利用黑芥子油苷作为取食的信号，是敏感性反应的典型例子。由于长期的接触和联系，使得这类植食者已不能与这种信号物质分离，成为这类昆虫寻找寄主和刺激取食的主要因子，以致在十字花科植物上形成了特有的昆虫区系和群落结构(朱麟和古德祥, 2000)。

1.5 嗜好性诱导

嗜好性诱导(induction of preference)是指更喜好在已经历过的植物上取食或产卵的现象。取食嗜好性的诱导具体是指经历了对一种食物的接触和取食，随后增加了对这种食物的嗜好性和取食量。这种现象在鞘翅目、同翅目、竹节虫目、膜翅目和鳞翅目昆虫中已被证实，其中研究得最多的要数鳞翅目，该目中至少有 24 种昆虫的幼虫已证明表现出这种行为(Jermy, 1987; Bernays and Chapman, 1994)。被诱导出的嗜好性强度依昆虫种类和供试植物组合而异。如果幼虫被强迫在不太嗜好但可接受的非自然寄主上取食一段时间，然后将这种非自然寄主与一种原本嗜好的自然寄主同时供选择取食，其对非自然寄主的相对嗜好性就会提高，但一般仍不及对自然寄主的嗜好性(Saxena and Schoonhoven, 1978; de

Boer and Hanson，1984；de Boer，1992）。在一些情况下，被诱导出的嗜好性极为强烈并可持续较长时间。例如，当普罗大蚕蛾 *Callosamia promethea* 幼虫被分别饲养在樱桃、白杨、檫木、山胡椒的叶子上一段时间后，若将已经历的寄主（如樱桃）与其余 3 种寄主中的任一一种寄主（如白杨）同时供其取食，则幼虫基本上只取食原已经历过的寄主（Bemays and Chapman，1994）。大菜粉蝶幼虫若孵化后就在其不太嗜好的旱金莲上取食，可以正常发育至化蛹；但若将在甘蓝上取食过的幼虫转移到旱金莲上，它们则拒绝取食直至饿死（Jermy，1987）。

对成虫取食嗜好性的诱导也已在鞘翅目、同翅目、竹节虫目和鳞翅目昆虫中得到证实（Jermy，1987；Cunningham *et al.*，1998b）。有关鳞翅目的观察以往都集中在蝶类，近来有关蛾类如棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的观察表明，它们也往往更易被已取食过的植物花所吸引（Cunningham *et al.*，1998b）。

有关寄主定位、产卵嗜好性的诱导也已有一些报道，主要包括鳞翅目、鞘翅目和双翅目的一些种类（Jermy，1987）。在鳞翅目中，早期研究都集中在蝶类，但近 10 年来已对几种蛾类进行了研究，结果都表明成虫一般都更易被已经历过的寄主植物所吸引，降落后在上面产卵的机率也较高（Papaj，1986b，c；Landolt and Molina，1996；Cunningham *et al.*，1998a）。

2　影响学习行为的内在因子

2.1　具学习能力的发育阶段及相互间的关联

完全变态昆虫在幼虫和成虫期这二个阶段、不完全变态昆虫在若虫和成虫期都具有学习能力，如同一种鳞翅目昆虫的幼虫对抑食素、成虫对驱避素的习惯性反应等，这是被大量事例证实并被广泛认可的。但是，昆虫在幼虫期学习到的信息，能否通过蛹期变态后仍能保留到成虫并影响成虫的行为，这在近一个世纪昆虫行为研究的历史中一直是一个有争议的问题。Hopkins（1917）最早提出“Hopkins 寄主选择原理”：对于内翅类昆虫，幼虫经历所获得的信息，经过蛹期变态仍可保留到成虫，并影响成虫的行为反应。早期的一些观察也表明，成虫在其幼虫所取食、化蛹的寄主植物或饲料上羽化后，对这种植物或饲料表现出嗜好。这方面的报道最为详细的要数对黑尾果蝇 *D. melanogaster* 的研究（Thorpe，1939；Hershberger and Smith，1967）。有些作者甚至推论，这种“幼虫记忆经变态后的保留”或“幼虫经历传递到成虫的条件作用”可有助于成虫更快地搜索到适合幼虫取食的寄主。然而，近 20 年来对于黑尾果蝇学习行为更为精确和详细的观察反复表明，幼虫的饲料和取食经历对成虫的寄主选择行为无任何直接影响，而成虫羽化过程中及羽化后对幼虫取食环境的经历，或对幼虫食料遗赠在蛹壳上的化学信息物的经历，则可明显影响其随后的寄主选择行为（Jaenike，1982，1988；Barron and Corbet，1999）。由于早期的一些试验未充分考虑成虫羽化过程中可受到的来自幼虫环境的各种影响，从而错误地将成虫羽化过程中或成虫早期的经历的作用误认为是“幼虫记忆经变态后的保留”。也有许多作者先后针对不同昆虫通过试验来检验“Hopkins 寄主选择原理”，都未发现支持这一“原理”的证据；相反，他们都发现幼虫取食经历不会影响成虫羽化后的寄主选择行为，研究过的昆虫包括：棉铃虫（Firempong and Zalucki，1991），金凤蝶 *Papilio machaon*（Wiklund，1974），粉蝶 *Colias meadii*（Stanton，1979），马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*、叶甲 *Chrysophtharta m-fuscum*、格纹堇蛱蝶（Fox and Morrow，1981），粉蝶 *Colias eurytheme*（Tabashnik *et al.*，1981），苹绕实蝇（Prokopy *et al.*，1986）和豆象 *Bruchus quadrimaculatas*（Larson，1927）等。

上述有关对“幼虫记忆的信息在变态后仍能保留到成虫”这一推论一直有争议的状况，在拟寄生昆虫行为研究中也同样经历过。在寄生蜂中，自 Corbet（1985）提出“化学遗赠假说”后，许多学者依据寄生蜂羽化过程的特点，将幼期经历和成虫期经历精确地区分开来加以研究，结果一致表明，成虫之前的经历对成虫行为没有直接影响（刘树生等，2003）。有关寄蝇这方面的研究较少，其中最为详细的研究要数 Monteith（1962）对赘寄蝇 *Drino bohemica* 的观察，将该虫以一种其嗜好性不高的寄主连续饲养了 10 年 96 代，虽然该寄蝇对这一寄主的相对嗜好性在代别之间有些变异，但总体上未出现提高或降低的趋势。由此可见，目前这几类昆虫的研究都证实了同样的现象，即幼虫取食的食物和经历不同不会直接影响成虫的寄主选择行为。不过，对鳞翅目幼虫多个虫龄的观察表明，低龄幼虫所记忆的信息，经脱皮后仍可保留到高龄幼虫并影响其取食选择行为（Jermy *et al.*，1968；Renwick and Huang，1995，1996）。

有趣的是,有关黄粉虫 *Tenebrio melitor* 对光照、电击这些不利物理刺激回避行为的学习表明,幼虫所记忆的回避经历信息经历蛹期变态后,仍可保留到成虫并影响成虫行为,并已有相应的脑神经生理变化的数据相佐证(Borsellino *et al*., 1970; Somberg *et al*., 1970; Alloway, 1972; Punzo and Malatesta, 1988)。蝗虫若虫所记忆的对电击回避的经历信息可经羽化后传递到成虫并影响其行为(Goldsmith *et al*., 1978)。这是否暗示昆虫记忆回避物理刺激的神经元与涉及记忆取食经历的神经元是在神经系统的不同部位、且受变态的影响也不同,值得深入探索。

2.2 记忆能力

昆虫记忆包含了短暂记忆和记忆巩固两个阶段。短暂记忆在经历后的几分钟内会消失,但能通过较慢的生化过程巩固成长期的记忆。

昆虫仅能贮存有限信息的观点与对脊椎动物长期观察的结果相一致,新的经历能阻碍对早期经历的回忆。如菜粉蝶不能记得从多种植物花上采蜜的方式,学会从一新品种的花上采蜜阻碍了其对已掌握的前一品种花的回忆(Lewis, 1986),这可能意味着蝶类神经上贮存或发掘信息的能力极有限。但 Kandori 和 Ohsaki(1996)研究表明菜粉蝶对有偿花的颜色能保持 3 天以上的记忆,不会被对另外一种颜色花的学习所干扰,而且至少能记得两种以上的花作为合适的花源;菜粉蝶却不能对无偿的花的颜色进行记忆,可能是由于所有无偿品种的信息超出了它的记忆容量。

植食性昆虫能记忆的寄主种类也很有限。例如 Papaj(1986b, c)在对黄斑凤蝶 *Battus philenor* 雌成虫寄主选择行为的观察中发现,当多种植物混合排列在一起而其中只有一种适宜的寄主植物时,雌成虫可记忆这种寄主的叶片形状,提高搜索效率;而当多种植株的混合排列中有三种叶片形状不同的适宜寄主植物时,雌成虫在宽窄叶片中来来回回转换,显得很迷惑,由于这样经常性地转换,结果导致当植物排列中适宜寄主植物的种数增多时,其着落在不适宜寄主植物叶片上的机率随之增高。

2.3 食性

一般认为,在植食者中,食性越广,学习能力可能越强。Bernays (1993)对厌恶性学习的例证初步归纳表明,多食性昆虫较单食性或寡食性昆虫更易表现出这种特性。但目前不多的例证中就有一些例外。例如,多食性昆虫日本弧丽金龟取食天竺葵后引起呕吐,仍继续取食天竺葵(Potter and Held, 1999)。如前所述,嗜好性诱导至今已在鳞翅目 20 多种幼虫中报道。已有的例证表明,能否诱导出嗜好性似乎与食性范围无明显关联,不过现有例证中最强的诱导嗜好性是在几种食性较广的昆虫中,如普罗大蚕蛾、大菜粉蝶 *P. brassica*(Jermy, 1987; Bernays and Chapman, 1994)。有关食性与学习行为的关系,显然尚需大量的例证才可做更进一步的分析。

3 影响学习行为的环境因子

3.1 寄主的刺激类别及其浓度或强度效应

涉及学习的寄主植物刺激物包括挥发性和非挥发性化合物,形态和色泽等。昆虫到达植物或植物的特定部位之前,经历能改变其对各类刺激物的反应强度和选择行为。例如,马铃薯甲虫成虫对寄主的经历提高了对寄主植物气味的定向反应(Visser and Thiery, 1986);菜粉蝶通过学习颜色和光的强度寻找花蜜或产卵场所(Traynier, 1979; Traynier, 1984; Traynier, 1986);而黑血蝗若虫通过学习颜色和光的强度寻找食物(Bernays and Wrubel, 1985);黄斑凤蝶成虫有时通过学习寄主叶片的形状,有时通过学习与顶芽联系的视觉信号来寻找合适的寄主(Rausher, 1978; Papaj, 1986a; Allard and Papaj, 1996)。

昆虫着落到植物或植物的一定部位上后,具有的经历主要影响其对植物化合物的选择反应。在东亚飞蝗若虫(Blaney and Simmonds, 1985)和许多鳞翅目幼虫(Papaj and Prokopy, 1986; Jermy, 1987)中,经历能改变对接触性化学物质的取食反应。

昆虫对一种刺激物的反应可因相关因子不同而变化。例如,对沙漠蝗的观察表明,当把有毒烟碱 NHT 混在其嗜好的植物叶片中,该虫对 NHT 表现习惯性反应;但若将 NHT 混在其不太嗜好的食料中,则导致厌恶性学习(Jermy *et al*., 1982)。另外,也陆续有作者推论,同一抑食素或驱避素,低浓度下可能导致习惯性反应,高浓度下可能引发厌恶性学习,但这一推论尚需详细的试验来证实。

3.2 寄主植物的时空分布动态

Stephens(1993)组建了一个学习行为与寄主植物时空分布间关系的理论模型,通过分析后推论,当昆虫的寄主植物在代内变异小(即连片分布)而代间变化大(预测性低),则学习行为有助于其提高对寄

主的利用效率，这些昆虫一般应表现较强的学习行为；相反，若昆虫的寄主植物时空分布无明显变化、或代别内变化无常，则学习对它们无益处可言，它们则不应表现出明显的学习能力。这一推论得到了广泛认同，并有一些试验证据相佐证。如棉铃虫、沙漠蝗、粘虫 等昆虫的寄主植物代别间变化大，代内则相对稳定，它们都表现出很强的学习能力（Szentesi and Bernays，1984；Usher *et al*.，1988；Cunningham *et al*.，1998a，1999）；而格纹堇蛱蝶 的寄主植物分布代内和代间都变化不大，该虫则未表现出学习行为（Parmesan *et al*.，1995）。

4　学习的生态及适应性意义

4.1　获取食物

植食性昆虫获得食物的过程可分为栖境定位、栖境中植物的定位、植物检验和植物接受四步，目前还未见有关经历与栖境定位关系的观察，但研究已表明经历会影响后三步的行为过程。

植食性昆虫预先对寄主植物或植物刺激物的经历，可以影响其对寄主植物定位的行为。与寄主植物的经历可增加对所经历植物的定位反应，并显著提高对所经历的寄主植物的搜索效率。如粉蝶 *Colias* 成虫在寄主植物上经历过产卵后，显著地减少了后来错误地着落在其它植物上的机率（Stanton，1984）。这在其它许多植食性昆虫中同样得到证实，如蛱蝶 *Heliconius charitonius*（Swihart and Swihart，1970）、菜粉蝶（Traynier，1979；Traynier，1984；Lewis，1986；Traynier，1986）、黄斑凤蝶（Papaj，1986a）、棉铃虫（Cunningham *et al*.，1998a；Cunningham *et al*.，1999）、果实蝇 *Bactrocera tryoni*（Prokopy *et al*.，1991）、地中海实蝇 *Ceratitis capitata*（Prokopy *et al*.，1989）的成虫、黑血蝗和美洲沙漠蝗（Bernays and Wrubel，1985）的若虫，烟草天蛾幼虫（Saxena and Schoonhoven，1982）等。

先前对植物或植物刺激物的经历可影响植食性昆虫其对植物的检验或接受过程。当经历了适宜寄主植物后，可导致在该类植物上的取食量或产卵量显著增加。例如，先前取食过女贞的竹节虫 *Carausius morosus* 幼虫，在双向选择试验中明显增加了对女贞的取食量，表现出很高的嗜好性（Cassidy，1978）。这在菜粉蝶（Lewis，1986）、跳甲 *Haltica*（Phillips，1977）、豆象 *Callosobruchus*（Mark，1982）、斑沟龟甲 *Deloyala guttata*（Rausher，1983）等的成虫，沙漠蝗和东亚飞蝗（Szentesi and Bernays，1984；Blaney and Simmonds，1985）、黑血蝗（Bernays and Wrubel，1985）等的若虫，以及多种鳞翅目幼虫（Papaj and Prokopy，1986；Jermy，1987）中也被证实。

在大多数情况下，植食性昆虫的学习能导致对一些特定植物种类嗜好性的改变（Singer，1986）。有时昆虫能学习种下水平的植物特征，如正处于产卵期的菜粉蝶可通过学习靠近和着落在特定的甘蓝品种上（Traynier，1986）；类似地，正处于产卵期的苹绕实蝇根据苹果品种间化学刺激物的差别来学会接受特定的苹果品种（Prokopy and Papaj，1988）。黄斑凤蝶雌成虫不仅可通过学习对不同种的植物进行辨别，而且还可学习根据植物的大小和物候龄或叶芽的存在来辨别同种植物的不同植株（Papaj，1986a；Papaj and Rausher，1987）。

4.2　求偶和识别竞争者

通常认为昆虫的求偶过程不易通过经历而改变。然而苹绕实蝇的例子说明，求偶过程是可以通过经历改变的。苹绕实蝇雄成虫要花大量时间寻找与雌虫交配相关联的寄主果实，而先前与相关寄主果实的接触减少了雄虫后来花在寻找这类寄主果实的时间（Prokopy *et al*.，1989）。除了学习交配场所的特征以外，蜜蜂雄虫、腐食性的果蝇雄虫还能通过学习确定处于特定生理状态的雌虫特征，但目前还未见植食性昆虫有这种学习的报道（Papaj and Prokopy，1989）。

在确定食物源的过程中，植食性昆虫可通过学习更有效地识别同种竞争者，如苹绕实蝇雌成虫学会识别寄主果实上的产卵驱避信息素，从而快速避免已被同种个体产卵的果实。苹绕实蝇产下卵后，立即在寄主果实表面留下产卵驱避信息素，后来的雌虫与产卵驱避信息素接触一次后，再接触到其它留有产卵驱避信息素的果实就能立即辨别并离去，从而避免同种个体的竞争，而未经历产卵驱避信息素的雌虫则仍将在这类寄主果实上产卵（Roitberg and Prokopy，1981）。

4.3　识别栖境特性

植食性昆虫对巢域方位和飞行方向的学习尚很少报道，但田间观察表明蛱蝶 *Heliconius* spp. 可对栖境的方位及飞行路线予以学习和记忆：蛱蝶在其选定的栖境范围内，每一天在特定时间重复往返一定的路线寻找食物、产卵和栖息场所（Mallet，1986；Murawski and Gilbert 1986；Mallet *et al*.，1987）。但蝶类能否象蜜蜂一样识别路迹、形成概念图，尚待证

明。

4.4 应对复杂多变的生存环境

学习行为的一个基本效应是有利于昆虫个体提高对已经历过的寄主植物的辨别和利用效率。因此，当昆虫个体一生中面对的植物种类变化无常，学习行为将耗费其大量能量；当昆虫种群在代内和代间面对的植物种类单调而稳定，它们也无需学习。但对于许多植食性昆虫特别是多食性农业害虫来说，代内的植物往往是单一和成片的，而代别间则变化无常，学习行为则有助于应对这种多变的植物环境，提高对植物的利用效率（Stephens，1993；Bernays and Chapman，1994）。

在野外，对于多食性昆虫来说，它们接触一种寄主植物的机率随这种植物的相对丰盛度增加而提高，定位和产卵嗜好性的诱导就会使它们对丰盛度较高的植物的嗜好性提高，从而增加在这种植物上产卵的相对比例。例如，室内寄主选择试验表明，棉铃虫对棉花的嗜好性在其 10 来种常见的寄主植物中只属于中等（Firempong and Zalucki，1990；Gu *et al.*，2001）；而在田间，随着棉花在某一区域植物群落中的比例提高，棉铃虫在棉花上的相对密度也随之提高（Cunningham *et al.*，1999）。Cunningham 等（2001）推论，这种诱导嗜好性有利于棉铃虫的种群繁衍。由于棉铃虫幼虫有转株取食的习性，而转株过程中的死亡概率在丰盛度较高的同种植物植株之间往往较低，因此，将较多的卵产在丰盛度较高的寄主植物上，有利于幼虫的存活，尤其当幼虫也表现出取食诱导嗜好性时，这种有利作用就更大，故此还推论，成虫期、幼虫期二个虫期之间的学习行为有协同进化的迹象。

4.5 学习行为与害虫防治的关系

害虫的学习行为与多种防治方法有关，主要包括栖境调控、害虫行为调控、寄主植物抗性利用、杀虫剂的应用及释放不育雄虫进行遗传防治等（Prokopy and Lewis，1993）。例如，在栖境调控中，在大片的农作物中种植少量的诱虫植物是一种经常提及的方法（Hokkanen，1991）。然而，一些试验表明，原本在室内选择试验中引诱力较强的植物，当作为诱虫植物种植在大片作物中时，它们并未能表现出明显的引诱作用，害虫在其上的相对产卵量并不高，这估计与害虫诱导嗜好性的学习行为有关，因为在这种植物布局中，害虫接触农作物的机会多，而接触诱虫植物的机会少，从而增加了对农作物的嗜好性（Cunningham *et al.*，1999，2001）。又如，当应用驱避素驱斥成虫时，若害虫可对驱避素表现习惯性反应，其驱斥效果就会随着施用面积的扩大而下降。这一推论同样适用于作物本身驱斥抗虫性（antixenosis）的应用。

5 结语和展望

从 Papaj 和 Prokopy（1989）的综述发表至今，有关植食性昆虫学习行为的研究又取得了诸多进展，特别是有关昆虫学习行为与自然生境中植物时空动态的关系、学习行为与害虫防治策略的关系这两个方面进展较快。但是也应看到，即使在上述发展较迅速的两个方面，大部分推论是依据室内少量试验和田间一般性观察提出来的，尚缺乏较大规模的大田定量研究来证实。在我国，近年来植物-害虫-天敌多营养级关系的研究发展迅速，利用昆虫驱避素、抑食素调控行为来防治害虫的研究已取得可喜进展（庞雄飞，1999；侯有明等，2002a，2002b；方宇凌和张钟宁，2002；冼继东等，2003）。在以后有关利用驱避素、抑食素进行害虫行为调控的试验中，有必要更全面地考虑昆虫对这类化合物的各种行为反应，尤其是它们学习行为的作用，才能使得出的结论更加符合实际，以此所发展的行为调控策略和技术体系才能有更广阔的应用前景。

近十几年来，有关学习的进化、各种学习行为与食性专化程度的关系、学习的生理和化学机制等，虽然增加了一些研究例证，但总的说来所获信息尚无质的飞跃，还存在诸多问题和质疑。今后有必要将行为学与化学生态学研究更有机的交叉联合，利用现代电生理和化学分析技术，深入探索植食性昆虫学习的生理和生化机理，进而探索其分子机理，从而为害虫治理中栖境调控、行为调控等方法的研究和应用提供更全面的信息。

参 考 文 献（References）

Allard RA，Papaj DR，1996．Learning of leaf shape by pipevine swallowtail butterflies：a test using artificial leaf models．*J．Insect．Behav．*，9：961－967．

Alloway TM，1972．Retention of learning through metamorphosis in the grain beetle（*Tenebrio molitor*）．*Am．Zool．*，12：471－477．

Barron AB，Corbet SA，1999．Preimaginal conditioning in *Drosophila* revisited．*Anim．Behav．*，58：621－628．

Bernays EA，1993．Aversion learning and feeding．In：Papaj DR，Lewis AC eds．Insect Learning：Ecological and Evolutionary Perspectives．New York：Chapman & Hall．1－17．

Bernays EA，Chapman RF，1994．Host Plant Selection by Phytophagous

Insects. New York: Chapman & Hall. 312 pp.

Bernays EA, Lee JC, 1988. Food aversion learning in the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana*. *Physiol. Entomol.*, 13: 131 – 137.

Bernays EA, Weiss MR, 1996. Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms. *Entomol. Exp. Appl.*, 78: 1 – 8.

Bernays EA, Wrubel RP, 1985. Learning by grasshoppers: association of colour/light intensity with food. *Physiol. Entomol.*, 10: 359 – 369.

Blaney WM, Simmonds MSJ, 1985. Food selection by locusts: the role of learning in rejection behaviour. *Entomol. Exp. Appl.*, 39: 273 – 278.

Blaney WM, Winstanley C, Simmonds MSJ, 1985. Food selection by locusts: an analysis of rejection behaviour. *Entomol. Exp. Appl.*, 38: 35 – 40.

Borsellino A, Pierantoni R, Schieti-Cavazza B, 1970. Survival in adult mealworm beetles (*Tenebrio molitor*) of learning acquired at the larval stage. *Nature*, 225: 963 – 964.

Cassidy MD, 1978. Development of an induced food plant preference in the indian stick insect, *Carausius morosus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 24: 87 – 93.

Champagne DE, Bernays EA, 1991. Phytosterol unsuitability as a factor mediating food aversion learning in the grasshopper *Schistocerca americana*. *Physiol. Entomol.*, 16: 391 – 400.

Corbet SA, 1985. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecol. Entomol.*, 10: 143 – 153.

Cunningham JP, Zalucki MP, West SA, 1999. Learning in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): a new look at the behaviour and control of a polyphagous pest. *Bull. Entomol. Res.*, 89: 201 – 207.

Cunningham JP, Jallow MFA, Wright DJ, Zalucki MP, 1998a. Learning in host selection in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Anim. Behav.*, 55: 227 – 234.

Cunningham JP, West SA, Wright DJ, 1998b. Learning in the nectar foraging behaviour of *Helicoverpa armigera*. *Ecol. Entomol.*, 23: 363 – 369.

Cunningham JP, West SA, Zalucki MP, 2001. Host selection in phytophagous insects: a new explanation for learning in adults. *Oikos*, 95: 537 – 543.

Daly KC, Figueredo AJ, 2000. Habituation of sexual response in male Heliothis moths. *Physiol. Entomol.*, 25: 180 – 190.

de Boer G, 1992. Diet-induced food preference by *Manduca exta* larvae: acceptable non-host plants elicit a stronger induction than host plants. *Entomol. Exp. Appl.*, 63: 3 – 12.

de Boer G, Hanson FE, 1984. Food plant selection and induction of feeding preference among host and non-host plants in larvae of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Entomol. Exp. Appl.*, 35: 177 – 193.

Dethier VG, 1980. Food-aversion learning in two polyphagous caterpillars, *Diacrisia virginica* and *Estigmene congrua*. *Physiol. Entomol.*, 5: 321 – 325.

Dethier VG, 1988. Induction and aversion-learning in polyphagous arctiid larvae (Lepidoptera) in an ecological setting. *Can. Entomol.*, 120: 125 – 131.

Dethier VG, Yost MT, 1979. Oligophagy and the absence of food-aversion learning in tobacco hornworms, *Manduca sexta*. *Physiol. Entomol.*, 4: 125 – 130.

Du YJ, Yan FS, 1994. The role of plant volatiles in tritrophic interactions among phytophagous insects, their host plants and natural enemies. *Acta Entomological Sinica*, 37(2): 233 – 250. [杜永均，严福顺，1994. 植物挥发物次生物质在植食性昆虫、寄主植物和昆虫天敌关系中的作用机理. 昆虫学报，37(2)：233 – 250]

Dukas R, Bernays EA, 2000. Learning improves growth rate in grasshoppers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 2 637 – 2 640.

Fan WM, Sheng CF, Su JW, 2003. Electrophysiological and behavioral reponses of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hünber) to sex pheromones. *Acta Entomologica Sinica*, 46(2): 138 – 143. [范伟民，盛承发，苏建伟，2003. 棉铃虫成虫对性信息素的电生理和行为反应研究. 昆虫学报，46(2)：138 – 143]

Fang YL, Zhang ZN, 2002. Influence of host-plant volatile components on oviposition behavior and sex pheromone attractiveness to *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 63 – 67. [方宇凌，张钟宁，2002. 植物气味化合物对棉铃虫产卵及田间诱蛾的影响. 昆虫学报，45(1)：63 – 67]

Fields PG, Xie YS, Hou X, 2001. Repellent effect of pea (*Pisum sativum*) fractions against stored product insects. *J. Stor. Prod. Res.*, 37: 359 – 370.

Firempong S, Zalucki MP, 1990. Host plant preferences of populations of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) from different geographic locations. *Aust. J. Zool.*, 37: 665 – 673.

Firempong S, Zalucki MP, 1991. Host plant selection by *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): The role of some herbivore attributes. *Aust. J. Zool.*, 39: 343 – 350.

Fox LR, Morrow PA, 1981. Specialization: species property or local phenomenon? *Science*, 211: 887 – 893.

Glendinning JI, Gonzalez NA. 1995. Gustatory habituation to deterrent allelochemicals in a herbivore: Concentration and compound specificity. *Anim. Behav.*, 50: 915 – 927.

Goldsmith CM, Hepburn HR, Mitchell D, 1978. Retention of an associative learning task after metamorphosis in *Locusta migratoria migratorioides*. *J. Insect Physiol.*, 24: 737 – 741.

Gu H, Cao A, Walter GH, 2001. Host selection and utilization of *Sonchus oleraceus* (Asteraceae) by *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): a genetic analysis. *Ann. Appl. Biol.*, 138: 293 – 299.

Han GB, Ma RY, Du JW, Li LC, Hu C, 2001. Behavioural response of male Ancylis sativa to sex pheromone. *Acta Entomologica Sinica*, 44 (2): 176 – 181. [韩桂彪，马瑞燕，杜家纬，李连昌，胡萃，2001. 枣镰翅小卷蛾雄蛾对性信息素的行为反应. 昆虫学报，44(2)：176 – 181]

Harris MO, Rose S, 1989. Temporal changes in the egglaying behaviour of the Hessian fly. *Entomol. Exp. Appl.*, 53: 17 – 29.

Held DW, Eaton T, Potter DA, 2001. Potential for habituation to a neembased feeding deterrent in Japanese beetles, *Popillia japonica*. *Entomol. Exp. Appl.*, 101: 25 – 32.

Hershberger WA, Smith MP, 1967. Conditioning in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.*, 15: 259 – 262.

Hokkanen HMT, 1991. Trap cropping in pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 119 – 138.

Holliday JL, Holliday NJ, 1995. Changes in learning ability and mechanism during development of grasshopper nymphs, *Melanoplus bivittatus*. *Physiol. Entomol.*, 20: 109 – 116.

Hopkins AD, 1917. Contribution to discussion. *J. Econ. Entomol.*, 10: 92 – 93.

Horton DR, Krysan JL, 1991. Host acceptance behavior of *Pear psylla* (Homoptera: Psyllidae) affected by plant species, host deprivation, habituation, and eggload. *Ann. Entomol. Soc Am.*, 84: 612 – 627.

Hou YM, Pang XF, Liang GW, 2002a. Effects of azadirachtin against the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 47 – 52. [侯有明, 庞雄飞, 梁广文, 2002a. 印楝素乳油对小菜蛾种群的控制作用. 昆虫学报, 45(1): 47 – 52]

Hou YM, Pang XF, Liang GW, You MS, 2002b. The efficacy of BIOACT-T35 against striped flea beetle, *Phyllotreta striolata* (F.). *Acta Phytophylacica Sinica*, 29(3): 249 – 253. [侯有明, 庞雄飞, 梁广文, 尤民生, 2002b. 植物保护剂保卫德对黄曲条跳甲种群的控制作用. 植物保护学报, 29(3): 249 – 253]

Huang XP, Renwick JAA, 1995. Cross habituation to feeding deterrents and acceptance of a marginal host plant by *Pieris rapae* larvae. *Entomol. Exp. Appl.*, 76: 295 – 302.

Jaenike J, 1982. Environmental modification of oviposition behavior in *Drosophila*. *Am. Nat.*, 119: 784 – 802.

Jaenike J, 1988. Effects of early adult experience on host selection in insects: some experimental and theoretical results. *J. Insect. Behav.*, 1: 3 – 15.

Jermy T, 1987. The role of experience in the host selection of phytophagous insects. In: Chapman RF, Bernays EA, Stoffolano JG eds. Perspectives in Chemoreception and Behavior. New York: SpringerVerlag. 143 – 157.

Jermy T, Bernays EA, Szentesi A, 1982. The effect of repeated exposure to feeding deterrents on their acceptability to phytophagous insects. In: Visser JH, Minks AK eds. Proc. 5th Int. Symp. Insectplant Relationships. Wageningen. 25 – 32.

Jermy T, Hanson FE, Dethier VG, 1968. Induction of specific food preference in Lepidopterous larvae. *Entomol. Exp. Appl.*, 11: 211 – 230.

Kandori I, Ohsaki N, 1996. The learning abilities of the white cabbage butterfly, *Pieris rapae*, foraging for flowers. *Res. Popul. Ecol.*, 38: 111 – 117.

Landolt PJ, Molina O, 1996. Hostfinding by cabbage looper moths (Lepidoptera: Noctuidae): learning of host odor upon contact with host foliage. *J. Insect Behav.*, 9: 899 – 908.

Larson AO, 1927. The hostselection principle as applied to *Bruchus quadrimaculatus* Fab. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 20: 37 – 80.

Lee JC, Bernays EA, 1988. Declining acceptability of a food plant for the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana*: the role of food aversion learning. *Physiol. Entomol.*, 13: 291 – 301.

Lee JC, Bernays EA, 1990. Food tastes and toxic effects: associative learning by the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana* (Dury) (Orthoptera: Acrididae). *Anim. Behav.*, 39: 163 – 173.

Lewis AC, 1986. Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science*, 232: 863 – 865

Liu SS, Jiang LH, Li YH, 2003. Learning in adult hymenopterous parasitoids during the process of hostforaging. *Acta Entomologica Sinica*, 46(2): 228 – 236. [刘树生, 江丽辉, 李月红, 2003. 寄生蜂成虫在寄主搜索过程中的学习行为. 昆虫学报, 46(2): 228 – 236]

Mallet J, 1986. Dispersal and gene flow in a butterfly with home range behavior: *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Oecologia*, 68: 210 – 217.

Mallet J, Longimno JT, Murawski D, Murawski A, Simpson De Gamboa A, 1987. Handling effects in *Heliconius*: where do all the butterflies go? *J. Anim. Ecol.*, 56: 377 – 386.

Mankin RW, Arbogast RT, Kendra PE, Weaver DK, 1999. Active spaces of pheromone traps for *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) in enclosed environments. *Environ. Entomol.*, 28: 557 – 565.

Mark G, 1982. Induced oviposition preferences, periodic environments, and demographic cycles in the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 32: 155 – 160.

Monteith LG, 1962. Apparent continual changes in the host preferences of *Drino bohemica* Mesn. (Diptera: Tachinidae), and their relation to the concept of hostconditioning. *Anim. Behav.*, 10: 292 – 299.

Murawski DA, Gilbert LE, 1986. Pollen flow in *Psiguria warscewiczii*: a comparison of *Heliconius* butterflies and hummingbirds. *Oecologia*, 68: 161 – 167.

Pang XF, 1999. Plant protectants and plant immunity engineering: application of heterologous secondary substances in insect pest control. *Research and Development of World Science and Technology*, 21(2): 24 – 28 [庞雄飞, 1999. 植物保护剂与植物免害工程—异源次生化合物在害虫防治中的应用. 世界科技研究与发展, 21(2): 24 – 28]

Papaj DR, 1986a. Leaf buds, a factor in host selection by *Battus philenor* butterflies. *Ecol. Entomol.*, 11: 301 – 307.

Papaj DR, 1986b. Conditioning of leafshape discrimination by chemical cues in the butterfly, *Battus philenor*. *Anim. Behav.*, 34: 1 281 – 1 288.

Papaj DR, 1986c. Interpopulation differences in host preference and the evolution of learning in the butterfly *Battus philenor*. *Evolution*, 40: 518 – 530.

Papaj DR, Lewis AC, eds. 1993. Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives. New York: Chapman & Hall. 398 pp.

Papaj DR, Prokopy RT, 1986. Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. *J. Chem. Ecol.*, 12: 1 125 – 1 143.

Papaj DR, Prokopy RJ, 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 34: 315 – 359.

Papaj DR, Rausher MD, 1987. Components of conspecific host discrimination behavior in the butterfly *Battus philenor* (Papilionidae). *Ecology*, 68: 245 – 253.

Parmesan C, Singer MC, Harris I, 1995. Absence of adaptive learning from the oviposition foraging behaviour of a checkerspot butterfly. *Anim. Behav.*, 50: 161 – 175.

Phillips WM, 1977. Modification of feeding "preference" in the fleabeetle

Haltica lythri（Coleoptera：Chrysomelidae）. *Entomol. Exp. Appl.*, 21：71 – 80.

Portillo HE，Pitre HN，Meckenstock DH，Andrews KL，1996. Feeding preferences of neonates and late instar larvae of a Lepidopterous pest complex（Lepidoptera：Noctuidae）on sorghum，maize，and noncrop vegetation in Honduras. *Envior. Entomol.*，25(3)：589 – 598.

Potter DA，Held DW，1999. Absence of foodaversion learning by a polyphagous scarab，*Popillia japonica*，following intoxication by geranium，Pelargonium x hortorum. *Entomol. Exp. Appl.*，91：83 – 88.

Prokopy RJ，Cooley SS，Opp SB，1989，Prior experience influences the fruit residence of male apple maggot flies，*Rhagoletis pomonella*. *J. Insect. Behav.*，2：39 – 48.

Prokopy RJ，Drew RAI，Sabine BNE，Lloyd AC，Hamacek E，1991. Effect of physiological and experiential state of *Bactrocera tryoni* flies on intra tree foraging behavior for food（bacteria）and host fruit. *Oecologia*，87：394 – 400.

Prokopy RJ，Green TA，Wong TTY，1989. Learning to find fruit in *Ceratitis capitata* flies. *Entomol. Exp. Appl.*，53：65 – 72.

Prokopy RJ，Lewis WJ，1993. Application of learning to pest management. In：Papaj DR，Lewis AC eds. Insect Learning：Ecological and Evolutionary Aspects. New York：Chapman & Hall. 308 – 342

Prokopy RJ，Papaj DR，1988. Learning of apple fruit biotypes by apple maggot flies. *J. Insect. Behav.*，1：67 – 74.

Prokopy RJ，Papaj DR，Cooley SS，Kallet C，1986. On the nature of learning in oviposition site acceptance by apple maggot flies. *Anim. Behav.*，34：98 – 107.

Prokopy RJ，Reynolds AH，van der Ent LJ，1998. Can *Rhagoletis pomonella* flies（Diptera：Tephritidae）learn to associate presence of food on foliage with leaf color? *European. J. Entomol.*，95：335 – 341.

Punzo F，Malatesta RJ，1988. Brain RNA synthesis and the retention of learning through metamorphosis in *Tenebrio obscurus*（Insecta：Coleoptera）. *Comp. Biochem. Physiol.*，91A：675 – 678.

Qin JD，1987. Insects and Plants：the Interactions between Insects and Plants and Their Evolution. Beijing：China Science Press. 127 – 129. [钦俊德，1987. 昆虫与植物的关系：论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京：科学出版社. 127 – 129]

Raffa KF，1987. Maintenance of innate feeding preferences by a polyphagous insect despite ingestion of applied deleterious chemicals. *Entomol. Exp. Appl.*，44：221 – 227.

Raubenheimer D，Blackshaw J，1994. Locusts learn to associate visual stimuli with drinking. *J. Insect. Behav.*，7：569 – 575.

Rausher MD，1978. Search image for leaf shape in a butterfly. *Science*，200：1 071 – 1 073.

Rausher MD，1983. Conditioning and genetic variation as causes of individual variation in the oviposition behaviour of the tortoise beetle，*Deloyala guttata*. *Anim. Behav.*，31：743 – 747.

Renwick JAA，Huang XP，1995. Rejection of host plant by larvae of cabbage butterfly：dietdependent sensitivity to an antifeedant. *J. Chem. Ecol.*，21：465 – 475.

Renwick JAA，Huang XP，1996. Development of sensitivity to feeding deterrents in larvae of *Pieris rapae*. *Ent. Exp. Appl.*，80：90 – 92.

Roitberg BD，Prokopy RJ，1981. Experience required for pheromone recognition by the apple maggot fly. *Nature*，292：540 – 541.

Saxena KN，Schoonhoven LM，1978. Induction of orientational and feeding preferences in *Manduca sexta* larvae for an artificial diet containing citral. *Entomol. Exp. Appl.*，23：72 – 78.

Saxena KN，Schoonhoven LM，1982. Induction of orientational and feeding preferences in *Manduca sexta* larvae for different food sources. *Entomol. Exp. Appl.*，32：173 – 180.

Schoonhoven LM，Jermy T，van Loon JJA，1998. Insect-Plant Biology：From Physiology to Evolution. London：Chapman & Hall. 409 pp.

Simpson SJ，White PR，1990. Associative learning and locust feeding：evidence for a 'learned hunger' for protein. *Anim. Behav.*，40：506 – 513.

Singer MC，1982. Quantification of host preference by manipulation of oviposition behavior in the butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia*，52：224 – 229.

Singer MC，1986. The definition and measurement of oviposition preference in plantfeeding insects. In：Miller TA，Miller J eds. Insect-Plant Interactions. New York：Springer-Verlag. 65 – 94.

Somberg JC，Happ GM，Schneider AM，1970. Retention of a conditioned avoidance response after metamorphosis in mealworms. *Nature*，228：87 – 88.

Stanton ML，1984. Short-term learning and the searching accuracy of egglaying butterflies. *Anim. Behav.*，32：33 – 40.

Stanton ML，1979. The role of chemotactile stimuli in the oviposition preferences of *Colias* butterflies. *Oecologia*，39：79 – 91.

Stephens DW，1993. Learning and behavioural ecology：incomplete information and environmental predictability. In：Papaj DR，Lewis AC eds. Insect Learning：Ecological and Evolutionary Aspects. New York：Chapman & Hall. 195 – 218.

Swihart CA，Swihart SL，1970. Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly，*Heliconius charitonius* Linn. *Anim. Behav.*，18：60 – 64.

Szentesi A，Bernays EA，1984. A study of behavioural habituation to a feeding deterrent in nymphs of *Schistocerca gregaria*. *Physiol. Entomol.*，9：329 – 340.

Tabashnik BE，Wheelock H，Rainbolt JD，Watt WB，1981. Individual variation in oviposition preference in the butterfly，*Colias eurytheme*. *Oecologia*，50：225 – 230.

Thorpe WH，1939. Further studies on preimaginal olfactory conditioning in insects. *Proceedings of the Royal Society of London*（Series B），127：424 – 433.

Traynier RMM，1979. Long-term changes in the oviposition behavior of the cabbage butterfly，*Pieris rapae*，induced by contact with plants. *Physiol. Entomol.*，4：87 – 96.

Traynier RMM，1984. Associative learning in the ovipositional behavior of the cabbage butterfly，*Pieris rapae*. *Physiol. Entomol.*，9：465 – 472.

Traynier RMM，1986. Visual learning in assays of sinigrin solution as an oviposition releaser for the cabbage butterfly，*Pieris rapae*. *Entomol. Exp. Appl.*，40：25 – 33.

Usher B F，Bernays E A，Barbehenn R V，1988. Antifeedant tests with larvae of *Pseudaletia unipuncta*：variability of behavioral response.

Entomol. *Exp*. *Appl*., 48: 203 – 212.

Visser JH, Thiery D, 1986. Effects of feeding experience on the odourconditioned anemotaxes of colorado potato beetle. *Entomol*. *Exp*. *Appl*., 42: 198 – 200.

Wang GR, Guo YY, Wu KM, 2002. Progress in the studies of antenna odorant binding proteins of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 131 – 137.[王桂荣,郭予元,吴孔明, 2002. 昆虫触角气味结合蛋白的研究进展. 昆虫学报,45(1): 131 – 137]

Wiklund C, 1974. Oviposition preferences in *Papilio machaon* in relation to the host plants of the larvae. *Ent*. *Exp*. *Appl*., 17: 189 – 198.

Xian JD, Pang XF, Zeng L, 2003. Suppressive effect of secondary substances on *Liriomyza sativae* population. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14(1): 97 – 100.[冼继东,庞雄飞,曾玲, 2003. 异源次生化合物对美洲斑潜蝇种群控制作用的田间试验. 应用生态学报, 14(1): 97 – 100]

Yan FM, 2003. Chemical Ecology. Beijing: China Science Press. 1 – 240. [阎凤鸣, 2003. 化学生态学. 北京: 科学出版社, 1 – 240]

Zhu L, Gu DX, 2000. The adaptive strategies of insects to plant alleochemicals. *Chinese Journal of Ecology*, 19(3): 36 – 45.[朱麟,古德祥, 2000. 昆虫对植物次生物质的适应策略. 生态学杂志, 19(3): 36 – 45]

(责任编辑: 袁德成)